

University of Groningen

Dierecologie

Piersma, Theunis

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

2006

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Piersma, T. (2006). *Dierecologie: Habitatkeus en aantalsveranderingen van dieren in een veranderende wereld*. s.n.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

Dierecologie: habitatkeus en aantalsveranderingen van dieren in een veranderende wereld

Rede

Uitgesproken bij de aanvaarding van het amt
van hoogleraar in de dierecologie aan de
Rijksuniversiteit Groningen
op dinsdag 21 februari 2006
door

Theunis Piersma

Omslagfoto van het wad ten oosten van 'les isles Kiaone', Parc National du Banc d'Arguin, Mauretanië, in december 2004 door Jan van de Kam.

Lay-out door Dick Visser.

Gedrukt door van Denderen BV, Groningen.

In loving memory of

Pablo Canevari

biologist, artist, inspired conservationist

(Buenos Aires, Argentina, 22 May 1951–

Buenos Aires, 22 March 2000)

Ta oantinken fan

Douwe van der Zee

wilsterflapper, fjildman

(Gaast/Snits, 12 maaie 1953 –

Warkum, 4 novimber 2005)

D*ierecologie*: habitatkeus en aantalsveranderingen van dieren in een veranderende wereld

*Meneer de Rector Magnificus, waarde collega's, lieve familie,
vriendinnen en vrienden,*

Op 19 oktober 2004 eindigde in deze zaal Koos van Zomeren zijn serie openbare lezingen¹ als gastschrijver aan de Groninger Universiteit met de volgende zin: “- *in het dier zijn alle kenmerken van het landschap samengebald, in het landschap liggen alle kenmerken van het dier uitgespreid.*” Anderhalf jaar later wil ik mijn oratie met deze prachtige zin beginnen, of eigenlijk, begin ik deze oratie met het eerste deel van de zin:

“in het dier zijn alle kenmerken van het landschap samengebald.”

Met deze woorden geeft Van Zomeren een krachtige beschrijving van wat een groot deel van de dierecologen bezighoudt. Hij geeft ook aan waarom de dierecologie, afgezien van de schoonheid en de elegantie van de geboden wetenschap, in een maatschappelijke context van belang is.

Dierecologen houden zich bezig met de habitatkeus van dieren, ze onderzoeken de plaats en de rol van dieren binnen habitats in een landschap, in een samenstel van landschappen, in bepaalde habitats in bepaalde klimaatzones, in de wereld. Dierecologen zoeken naar mechanismen die de verspreiding van dieren en hun aantalsveranderingen verklaren.² De urgentie van onze wetenschap ontlenen we aan de meer en meer door mensenhand gestuurde veranderingen van deze wereld, en aan de toenemende snelheid waarmee deze veranderingen plaatsvinden, de snelheid waarmee landschappen veranderen.

Laat ik beginnen met het benoemen van enkele mechanismen om habitatkeus en aantalsveranderingen van dieren in een veranderende wereld te verklaren. Waaraan denkt een dierecoloog die zich geconfronteerd ziet met een verspreidingsprobleem of met een aantalsverandering? Wat zal zij of hij proberen te meten?

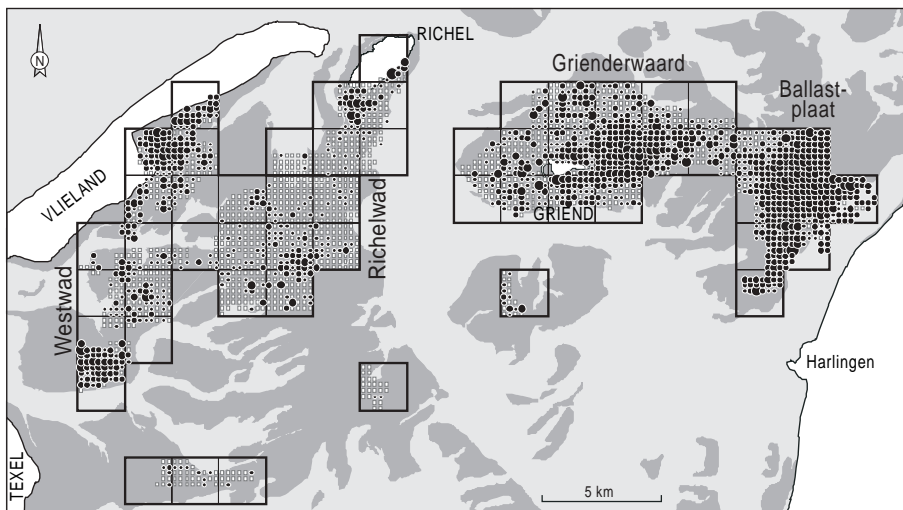
Een dier dat niet eet gaat onherroepelijk dood van de honger. Voedsel is dan ook een eerste levensvoorwaarde, en wie de verspreiding van het voedsel kent, kan veel zeggen over het gedrag van de dieren die dat voedsel eten, en wellicht van hun aantallen. We moeten dus weten wat een dier precies eet, en hoe de prooien verspreid zijn over het leefgebied van dat dier. Voortbouwend op een halve eeuw Nederlands waddenonderzoek,³ zijn wij zelf sinds 1988 bezig om het voorkomen en de verspreiding van kanoeten in de Waddenzee te onderzoeken. We kozen de kanoet vanwege zijn uniforme dieet van schelpdieren, een dieet dat door middel van waarnemingen en keutelanalyses goed en bij voortduring is te kwantificeren.⁴ We kozen de kanoet ook vanwege haar ‘beperkte’ verspreiding. Als ze niet broeden, komen kanoeten alleen op wadplaten voor.⁵ Met de schepen en observatieplatforms van het Koninklijk Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee op Texel is

het wad voor ons toegankelijk geworden, en zijn we in staat gebleken om de verspreiding van schelpdieren over enkele honderden vierkante kilometers wad, jaar in jaar uit te bepalen.⁶

Verder lukte het om kanoeten overdag en 's nachts te volgen door anderhalve gram zware zendertjes op hun rug te plakken en die zenders op strategische plaatsen met geautomatiseerde ontvangers voortdurend uit te luisteren. Zo kregen we bewegingen van individuele kanoeten in de vingers. De kanoeten die tijdens hoogwater werden gevangen op de zandplaat Richel, bleken zich te bewegen over het hele complex aan wadplaten tussen Vlieland en de Friese plattelandskust.⁷

Door een groot deel van deze wadplaten te bemonsteren, bouwden we ook een goed beeld op van de verspreiding van het voedsel. Op deze kaart (Figuur 1) zijn de oppervlaktes van de zwarte bolletjes evenredig met de verwachte opnamesnelheid van kanoeten op die plaatsen: hoe zwarter, hoe meer voedsel er voor kanoeten te vinden zal zijn.

De meeste kanoeten trekken zich met hoogwater terug op die grote zandplaat, Richel. Ze moeten bij afgaand water besluiten of ze op het Westwad, het Richelwad, de Grienderwaard of de Ballastplaat gaan foerageren. Zij moeten zich daarbij afvragen of het de moeite loont om vanaf de Richel helemaal naar de rijke



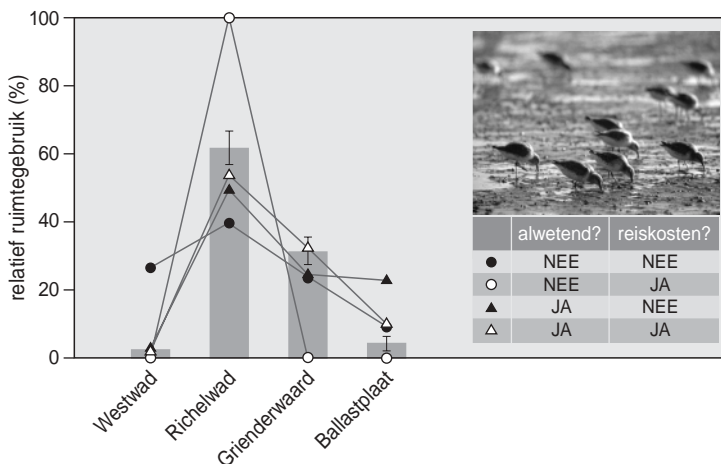
Figuur 1. Kaart van de wadplaten in het westelijk Nederlands Waddengebied waarop ook het grid aan jaarlijkse benthos-bemonsteringspunten is weergegeven (volgens een grid met een raster van 250 meter intervallen). Op de wit aangegeven bemonsteringspunten is er in augustus en september nooit wat voor kanoeten te halen geweest in de periode 1996-2000. Naarmate de zwarte stip groter is is de berekende gemiddelde voedselopnamesnelheid in augustus-september 1996-2000 van kanoeten navenant hoger. Gebaseerd op van Gils *et al.* (2006).⁸

Figure 1. Map of the mudflats in the western Dutch Wadden Sea, with an outline of the annual benthic sampling grid with 250 meter intersections. White dots indicate sites where red knots would not have found anything to eat in August-September 1996-2000. The size of the black dots is scaled to the predicted intake rate averaged across the five years of study (August-September 1996-2000). This map is based on van Gils *et al.* (2006).⁸

Ballastplaat te vliegen, een afstand van wel twintig kilometer, of dat ze beter uit zijn door op het armere wad in de buurt van de Richel te blijven. *Wij* moeten ons afvragen of kanoeten alle kennis bij zich dragen om zulke strategische beslissingen te kunnen nemen.

In Figuur 2 is weergegeven waar gezenderde kanoeten vanaf de Richel bij laagwater voedsel gingen zoeken.⁸ Veel dieren bleven in de buurt, er gingen veel naar de Grienderwaard, maar de rijke Ballastplaat bleek niet populair. Kennelijk ging het de meeste kanoeten te ver om daar helemaal heen te gaan: wellicht dat de vlieggkosten zo'n reis onrendabel maken.

Om de overwegingen van kanoeten na te gaan, kunnen we hun verspreiding vergelijken met voorspellingen van modellen waar die alwetendheid en die reiskosten al dan niet in zijn gestopt. Kanoeten die de verspreiding van hun voedsel niet kennen, en ook geen rekening houden met hun reiskosten, zouden zich willekeurig over het wad moeten verspreiden (Figuur 2). Onder deze aannames verwachten we behoorlijk veel vogels op het grote oppervlak aan wadplaten van het Westwad. Kanoeten die van niks weten, en wél rekening houden met hun vlieggkosten, zouden bij laagwater allemaal in de buurt van de Richel moeten blijven. Kanoeten die net zoveel van de verspreiding van hun voedsel weten als wij, maar die geen rekening houden met hun reiskosten, zouden we in veel grotere aantallen op de rijke Ballastplaat verwachten dan we hebben gemeten. Alwetende modelkanoeten die verstandig met hun energie omgaan, tenslotte, zouden zich ongeveer



Figuur 2. Relatieve verdeling over de vier foerageergebieden tijdens laagwater (zie Fig. 1) van 121 kanoeten die in de nazomers van 1996-2000 van kleine radiozenders werden voorzien en wat betreft deze analyse zowel overdag als 's nachts tijdens hoogwater op de Richel verbleven. Gebaseerd op van Gils *et al.* (2006).⁸

Figure 2. Relative distribution over the four intertidal feeding areas (see Fig. 1) of 121 red knots in the late summers of 1996-2000. These red knots were marked with small transmitters that were followed day and night with automatic receiving stations and manual radiotelemetry. For the present analysis, tidal cycles were selected during which birds spend the high water period at Richel. Based on van Gils *et al.* (2006).⁸

verspreiden als de echte, wilde kanoeten. In de woorden van de wetenschapper is hun gedrag consistent met de aanname dat ze de verspreiding van hun voedsel goed kennen, en dat ze rekening houden met hun reiskosten. In de woorden van de schrijver zijn in [het gedrag van] het dier alle [relevante] kenmerken van het landschap samengebald.

Kanoeten, en dieren in het algemeen, moeten een balans vinden tussen hun inkomsten en uitgaven aan energie, het zoeken waarnaar je zou kunnen samenvatten met de Engelstalige term 'ENERGY MANAGEMENT'. In gebieden waar het overdag warmer wordt dan de lichaamstemperatuur van dieren, een graad of veertig bij vogels, kan oververhitting alleen worden voorkomen door het vinden van beschaduwde plekken of door af te koelen door middel van verdamping van lichaamswater.⁹ Vooral onder zulke omstandigheden is het handhaven van een energiebalans nauw gekoppeld aan het handhaven van een waterbalans (WATER MANAGEMENT).¹⁰

De dierecologen uit Groningen hebben gedurende de laatste dertig jaar, onder bezielende leiding van Rudi Drent, een zekere naam en faam opgebouwd met hun mechanistische analyses van de verspreiding en aantallen van vooral watervogels.¹¹ Deze verklaringsmodellen zijn gestoeld op grondige metingen aan voedselbeschikbaarheid en energie- en watergebruik. Toch vormen energie en water niet het volledige pallet van factoren waar een dier rekening mee moet houden. Vogels die zich door een predator, zoals bijvoorbeeld een slechtvalk, laten opvreten zullen niet veel nakomelingen krijgen. Gezien de onontkoombaarheid van zulke evolutionaire processen, ligt het ligt voor de hand dat dieren ook ernstig rekening houden met gevaar. Kortom, dieren moeten zoeken naar een balans tussen hun angst en het uitwendige gevaar: ze doen aan 'DANGER MANAGEMENT'.¹²

Daarmee kom ik toe aan het tweede deel van Van Zomeren's diepzinnige zin: *dat in het landschap alle kenmerken van het dier liggen uitgespreid*. Deze constatering leverde mij problemen op want de meeste landschappen herbergen toch heel veel verschillende dieren, en hoe kunnen hun eigenschappen daar nou uitgespreid liggen? Ik ging de logica begrijpen toen ik moest denken aan mijn eigen overwegingen over vogels die 's zomers rond de Noordpool broeden, maar daar 's winters niet meer zijn. Het is opvallend dat al die hoognoordelijke toendrabroeders aan, of op zee overwinteren. Als er redenen zijn om te denken dat parasieten en ziektekiemen in het extreme poolklimaat schaars zijn, zijn er ook redenen om te denken dat toendrabroeders misschien geen kans krijgen om als kuiken hun immuunsysteem op te bouwen. De rest van hun leven zouden zij dan veroordeeld zijn tot relatief 'schone' habitats: zeegebonden gebieden en andere zoutwaterhabitats bijvoorbeeld.¹³

Binnen onze vakgroep zijn we inmiddels volop bezig om te proberen de weerstand tegen ziekten van toendrabroedende en andere vogelsoorten meetbaar te maken. Dat doen we bijvoorbeeld door te kijken naar de capaciteit van kleine hoeveelheden bloed om bepaalde bacteriën en schimmels te doden.¹⁴ Het hele onderzoeksgebied van het evolutionair zoeken naar de balans tussen weerstand (met de daarbij behorende energetische kosten en het risico op auto-immuunziek-

tes) en de habitat-gerelateerde kans om ziek te worden, het 'DISEASE MANAGEMENT', kreeg onlangs een aanzienlijke impuls met het fellowship van deze universiteit voor Irene Tieleman. Zij geeft leiding aan de ontwikkeling van een omvangrijk onderzoeksprogramma aan weerstand en ziekte bij een verscheidenheid aan vogels. We hopen dat we door vergelijkingen tussen klimaatzones, en door vergelijkingen tussen seizoenen, meer grip kunnen krijgen op de rol van weerstand en ziektekiemen bij de habitatkeus en populatieveranderingen van dieren.¹⁵

Op dit punt lijkt het me goed om iets te zeggen over de *urgentie* van ons werk. Op dit moment is de wereld in de ban van de vogelgriep. Ineens zijn gegevens over de verspreiding, de trekwegen en de details van het immuunsysteem van watervogels van groot belang geworden.¹⁶ Dierecologen wereldwijd proberen zo goed zo kwaad als het kan aan deze plotselinge kennisbehoefte de voldoen. De grote aantallen bloedmonsters en cloacale uitstrijkjes die de afgelopen jaren op allerlei plaatsen zijn verzameld, krijgen nu meer dan louter academisch belang. Uit ons eigen werk is in ieder geval duidelijk geworden dat griepvirussen bij trekkende wadvogels heel schaars zijn. De grote kanoet, een soort die noord Azië via het Chinese kustgebied met Australië verbindt, is ondanks uitgebreide screening voorlopig kiemvrij gebleken.

De urgentie van ons onderzoek ontleen we ook aan de grote problemen bij het beheer van onze laatste natuurlijke gebieden, bij de afwegingen tussen afdoende bescherming en het toelaten van kortstondig economisch gewin.¹⁷ Uit het zojuist besproken onderzoek aan de verspreiding en het voedsel van kanoeten in de westelijke Waddenzee, is gebleken dat het nonnetje met bijna negenennegentig procent in aantal achteruit is gegaan.¹⁸ Dat is een ingrijpende verandering, omdat het nonnetje een van de belangrijke 'schakelsoorten' was tussen de algenproductie in de Waddenzee en de trekvogelrijkdom waar Nederland internationale verantwoordelijkheid voor heeft.

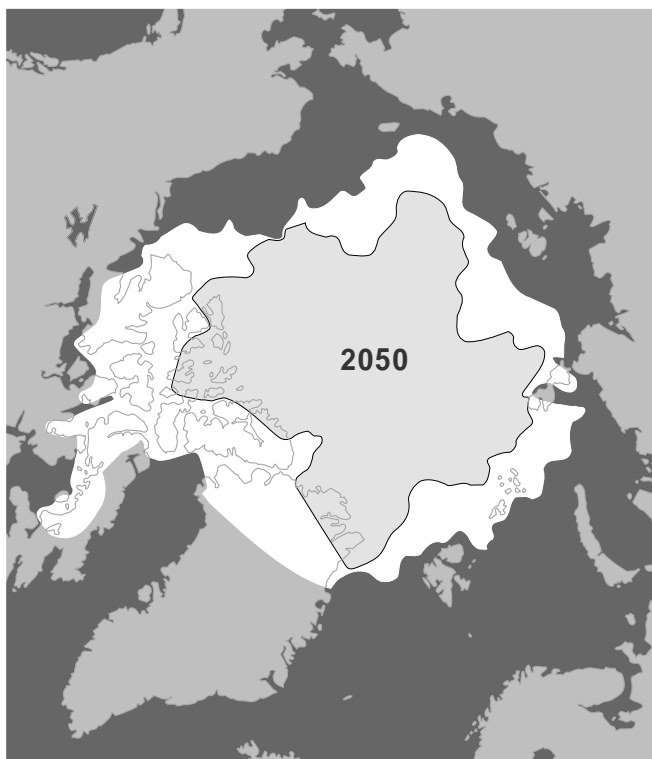
Het nonnetje is geenszins de enige diersoort die de laatste dertig jaar dramatische veranderingen in aantallen en verspreiding heeft laten zien. Door de volgehouden onderzoeksactiviteiten van een brede kring van niet-, onder- of goedbetaalde, maar immer uiterst capabele, vogelonderzoekers, weten we veel over veranderingen van de Nederlandse avifauna. Sinds 1975 is het met enkele soorten voor de wind gegaan. De overrompelende uitbreiding van de nijlgans is daarvan een goed voorbeeld. Helaas is een groter aantal soorten sinds 1975 uit grote delen van ons land verdwenen, hier aangegeven door de rode stippen. Uit de analyses van SOVON blijkt bijvoorbeeld dat de zomertaling, de kuifleeuwerik en de nachtegaal op veel plaatsen als broedvogel zijn verdwenen.¹⁹ Hoewel bij deze soorten de precieze achtergronden van hun achteruitgang niet onderzocht zijn, zoeken de kenners het meestal in veranderingen in de eigenschappen van het landschap: niks meer te eten, te veel predatoren, het ontbreken van broedplaatsen, en het verliezen van de connecties met de overwinteringgebieden. Meestal gaat het om effecten door mensenhand, al denken beleidsmakers gemakshalve liever aan effecten zoals klimaatverandering, aan mechanismen dus waar beleidsmatig niet veel aan te doen is.

Een leuk voorbeeld van een dergelijke discussie is de interpretatie van het grote uitsterven van spectaculaire diersoorten als reuzenherten, mammoeten en holenleeuwen, uitsterfgolven die zich de laatste vijftigduizend jaar overal in de wereld hebben voorgedaan.²⁰ Het wordt steeds duidelijker dat de comfortabele verklaring dat deze uitsterfgolven veroorzaakt worden door klimaatverandering, niet langer houdbaar is. Er zijn geen correlaties met slechte omstandigheden op aarde, bijvoorbeeld uitgedrukt met een maat voor het relatieve oppervlak aan groene vegetatie. Daarentegen is de correlatie tussen de tijdstippen van het begin van uitsterfgolven en de aankomst van moderne mensen onweerlegbaar.²⁰

Hiermee wil ik trouwens niet zeggen dat klimaatveranderingen geen rol van betekenis spelen bij veranderingen in de verspreiding van dieren. Integendeel zelfs, en op dit punt lijkt ons binnenkort heel wat te wachten te staan.²¹ Tussen 1979 en 2003 verdween ongeveer éénzevende van de ijskap, ca. een miljoen vierkante noordpoolijs.²² Klimatologen hebben zich ook gewaagd aan een *voorspelling* van de grootte van deze ijskap. Waar de ijskap nu in september nog een groot deel van de poolzee bedekt, zal dat over 45 jaar minder dan de helft zijn (Figuur 3). Dit is iets waar de jongste biologen in de zaal in hun werkzame leven nog mee te maken zullen hebben. Het verdwijnen van het ijs zal ongetwijfeld enorme gevolgen hebben voor de habitats in de poolstreken en de dieren die ervan afhankelijk zijn.

Aangezien maatschappelijke ongerustheid een grote sturende factor is bij de keuzes tussen financiering van verschillende onderzoeksgebieden, zal klimaatverandering in toenemende mate onze onderzoeksagenda bepalen. Met het stijgen van de wereldwijde temperatuur neemt ook het aantal studies toe dat ecologische veranderingen in samenhang met klimaatveranderingen laat zien. Een prachtig voorbeeld van dergelijk onderzoek, overigens geheel gebouwd op pure wetenschappelijke nieuwsgierigheid en niet of nauwelijks gedreven door maatschappelijke ongerustheid, is dat aan de bonte vliegenvanger. Door intensieve samenwerking met het Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW) en veel andere onderzoekers in heel Europa kunnen we terugkijken in de tijd om te zien in hoeverre deze vogel zich heeft aangepast aan klimaatverandering.²³ Door het bijeenbrengen van deze langjarige waarnemingsreeksen, uit heel Europa, van gegevens over weersomstandigheden en de 'timing' van het broeden in nestkasten, kon Christiaan Both aantonen dat op plaatsen waar de temperatuur in het voorjaar sterker was gestegen, bonte vliegenvangers het leggen van eieren meer hadden vervroegd. Zo kon op quasi-experimentele wijze aannemelijk worden gemaakt dat veranderingen in broedseizoen ook werkelijk worden *veroorzaakt* door klimaatverandering.

Bij de analyses van de bonte vliegenvangers kijken we terug in de tijd. De maatschappij vraagt echter om 'voorspellingen'. Inmiddels is de kennis over de mechanismen die de voorjaarsverspreiding van brandganzen bepalen zo geavanceerd, dat ganzenonderzoekers zich nu wagen aan zulke voorspellingen.²⁴ In dit voorbeeld gaat het om veranderingen in de kwaliteit van het voedsel dat in de loop van het voorjaar op verschillende plaatsen langs de trekroute aanwezig zal zijn bij een temperatuurstijging van vijf graden.

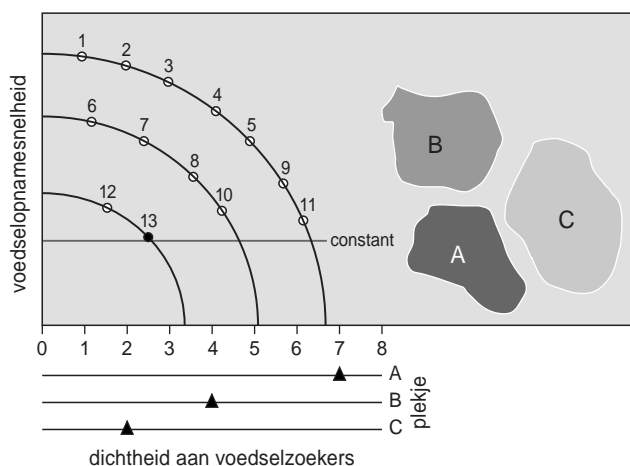


Figuur 3. Voorspelde verkleining van het oppervlak aan Noordpoolijs de komende vijftig jaar. Vrij naar Hamer (2006).²²

Figure 3. Predicted shrinkage of the North Polar icecap in late summer over the next fifty years from now. After Hamer (2006).²²

Urgentie mag dan een belangrijke drijfveer zijn bij het financieren van onderzoek, plezier en intellectueel perspectief zijn van cruciaal belang om te komen tot de best mogelijke wetenschap! Waar moeten de huidige dierecologen hun plezier en perspectief uit halen? Waarom is dit een hele goede tijd om dierecoloog te zijn? In de eerste plaats zou ik de bloeiende theorievorming willen noemen.²⁵ Het is een proces waarmee de consistentie van verbale ideeën wordt getoetst, en nieuwe uitdagende vragen bij de empirici worden neergelegd.

Dit wil ik illustreren met recent werk aan verdelingsmodellen van wadvogels. Al tientallen jaren realiseren we ons dat als dieren gedwongen worden dicht bij elkaar te gaan foerageren, ze last van elkaar kunnen krijgen: hun voedselopnamesnelheid gaat dan omlaag (Figuur 4). Op een goede plek, A in dit voorbeeld, halen dieren in hun eentje een goede opnamesnelheid, maar als er in A meer dieren bij komen neemt die opnamesnelheid af. Als er al vijf dieren in A zitten kan de zesde beter naar B gaan, want dan is het daar net iets beter. Het twaalfde dier, tenslotte, kan beter naar het slechtste plekje C gaan. Langzaam maar zeker is er voor ieder dier minder voedsel per tijdseenheid te bemachtigen. Dit zogenaamde ideale vrije verdelingsmodel voorspelt dat dieren op alle plekjes een even hoge of lage voedselopna-



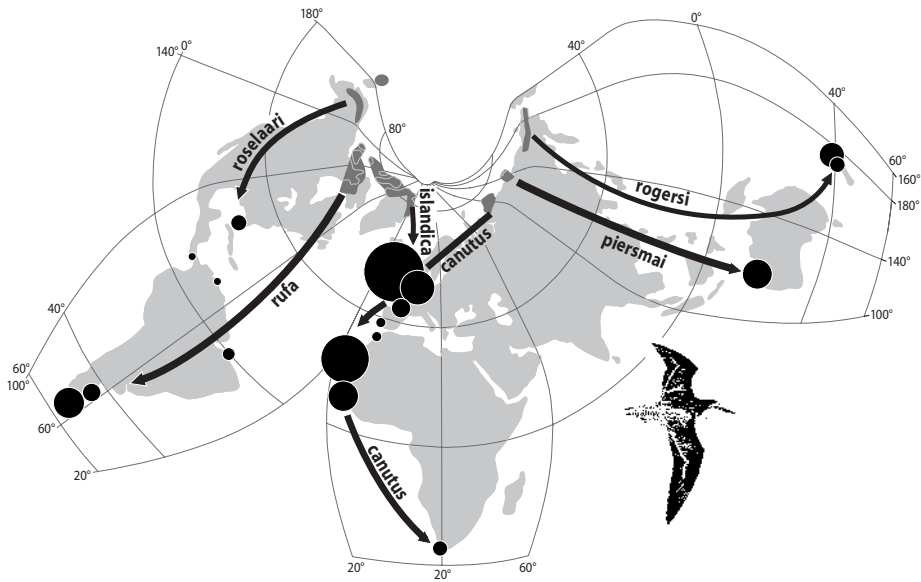
Figuur 4. Model van de afname van voedselopnamesnelheid bij een toename van de dichtheid aan voedselzoekers op drie verschillende plekken (gebogen lijnen), A, B en C, van afnemende kwaliteit. De genummerde stippen geven de opeenvolgende individuen aan die steeds het plekje kiezen waar op dat moment de voedselopname het hoogst is. Op de assen beneden de box staan de aantallen dieren die voor de verschillende plekjes hebben gekozen op het moment dat er 13 dieren aanwezig zijn.

Figure 4. (Ideal free) model of the decrease in food intake rates with an increase in the density of foragers in three different patches (downcurved lines), A, B and C, of decreasing quality. The numbered dots indicate how successive individuals choose the patch with the highest contemporary intake rate. The axes below the box give the final numbers of animals ending up in the different patches when a total number of 13 animals has arrived.

mesnelheid hebben.²⁶ Door wadvogels in verschillende dichtheden op stukjes kunstwad te zetten, proberen we elementen van deze theorieën te toetsen en proberen we door te rekenen wat de consequenties van toenemende dichtheden zijn.²⁷ Hiermee raken we een overweging van individuele dieren die ik nog niet eerder heb genoemd, hun zoeken naar de sociale balans, hun 'SOCIAL MANAGEMENT'.

Ecologische en evolutionaire theorieën worden binnen onze groep onder leiding van Joost Tinbergen en Jan Komdeur ook getoetst op landschapschaal. In dit voorbeeld gaat het om onderzoek aan de levensbeslissingen van koolmezen in het Lauwermeersmeergebied. Zij zijn geïnteresseerd in hoeverre de sociale omgeving de overlevingswaarde van bepaalde gedragingen van een individueel dier beïnvloedt. Hierbij wordt handig gebruik gemaakt van de aanwezigheid van meerdere, min of meer losstaande, boscomplexen. In sommige bosjes krijgen de vogels kleine legselgroottes en is er weinig competitie. In andere krijgen ze grote nesten en is er meer competitie. Ook zorgen de onderzoekers dat in sommige bosjes vooral mannetjes uitvliegen en in andere vooral vrouwtjes, en zo wordt onderzocht wat het effect is van een scheve geslachtsverhouding op hoe goed deze vogels overleven en hoe ver van huis ze gaan broeden.²⁸

Het is een geweldige tijd om dierecoloog te zijn omdat genetische technieken binnen bereik zijn gekomen, technieken waarmee we binnen populaties subtiële



Figuur 5. Het wereldwijde netwerk aan trekwegen van zes verschillende ondersoorten kanoeten. De grootte van de stippen geven de relatieve grootte van de aldaar overwinterende populaties anno 2004 weer. Momenteel wordt er aan alle ondersoorten behalve *roselaari* demografisch populatieonderzoek gedaan.

Figure 5. The worldwide network of flyways of the six subspecies of red knot. The dots scale to the approximate size (in 2004) of the respective wintering populations. In all subspecies except *roselaari* intense and focused demographic studies are underway.

structuren van verwantschap kunnen ontdekken.²⁹ We kunnen zelfs in de tijd terugkijken naar effectieve populatiegroottes en diepere lagen van verwantschap en verspreiding. Op een vergelijkbare manier proberen we zo goed als mogelijk in te spelen op de beschikbaarheid van een snel toenemend aantal biomedische technieken. Hiermee kunnen we de lichaamsconditie en gezondheidstoestand van individuele dieren beschrijven, en soms zelfs manipuleren.³⁰

De snelle vooruitgang wordt mogelijk gemaakt door de intense internationale samenwerking met dierecologen en andere specialisten over de hele wereld. Het gemak waarmee we via het internet met elkaar kunnen communiceren helpt daarbij, en natuurlijk helpt het ook dat het maken van vliegreizen momenteel onnatuurlijk goedkoop is.

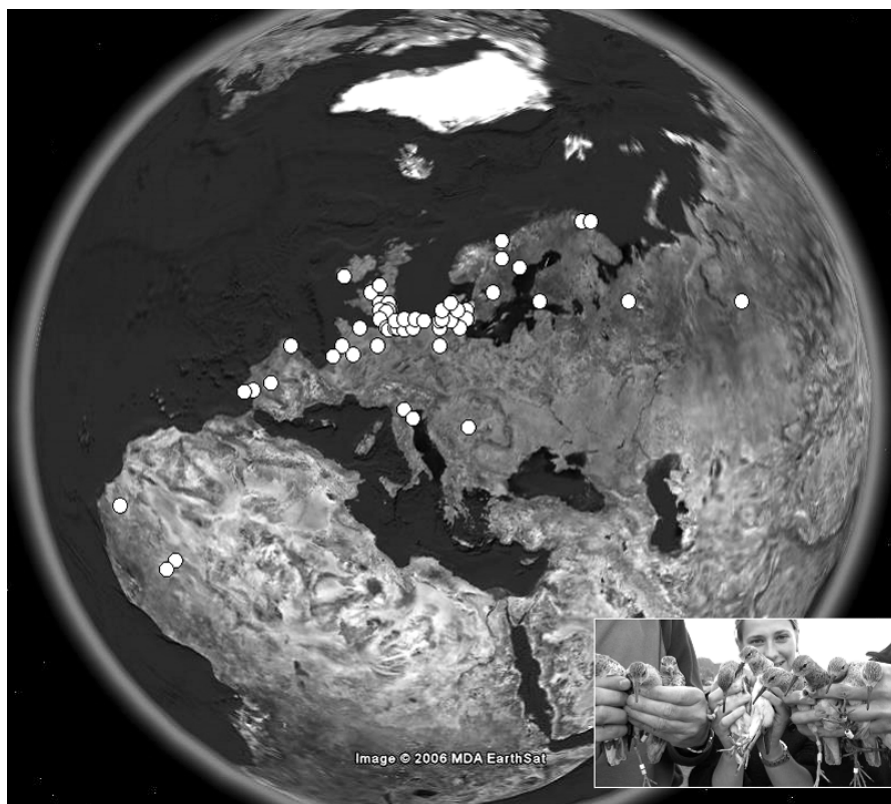
Een voorbeeld van hetgeen waar volgehouden internationale onderzoeksspanningen toe kunnen leiden, is het vergelijkend demografisch werk aan wadvogels. Op deze kaart (Figuur 5) ziet u het wereldomspannende netwerk van trekwegen van kanoeten; kanoeten die vanuit de toendra's rond de poolzee naar de meest afgelegen kustgebieden van de wereld trekken. Om te begrijpen waarom deze trek-systemen zo werken als ze doen, en met de hete adem van voortschrijdend habitat-verlies in de rug, lopen er op dit moment intensieve studies aan vijf van de zes ondersoorten. Door dieren te voorzien van individu-specifieke combinaties van

kleurringen en door te zorgen voor voldoende waarnemingen, zijn we goed in staat om hun individuele gangen na te gaan en om jaarlijks de overleving te schatten. Uit een vergelijking tussen ondersoorten met verschillende treksystemen valt veel te leren, en uit het vergelijken van nauwverwante soorten ook.³¹ Inmiddels volgen we ook vier van de vijf ondersoorten van rosse grutto's op deze wereld.

In deze context ben ik verheugd u te kunnen berichten dat we ons sinds kort op het gebied van dit wereldbrede 'flyway'-onderzoek³² moreel en financieel gesteund weten door Vogelbescherming, de Nederlandse tak van BirdLife International. Hoezeer de overtuiging is gerijpt dat de bescherming van vogelsoorten gestoeld moet worden op goede kennis, blijkt ook uit de steun die we van Vogelbescherming-Nederland mochten ontvangen voor promotieonderzoek aan de jaarcyclus van zowel veldleeuwen als grauwe kiekendieven. De nauwe samenwerking met maatschappelijke organisaties blijkt ook uit het nieuwe populatieonderzoek aan lepe-lars dat we samen met Natuurmonumenten vorm proberen te geven. En natuurlijk uit het populatieonderzoek aan grutto's, dat we in nauwe samenwerking met de Vogelwacht Workum, en ondersteund door It Fryske Gea, op de Workumerwaard uitvoeren. Het laatste nieuws is dat tussen de duizenden grutto's die momenteel door Portugal en Spanje trekken, vorige week een tiental grutto's van de Workumerwaard is gezien. Ze zijn dus onderweg!

De kracht van intensieve kleurringprogramma's en andere vormen van samenwerking wil ik verder nog illustreren aan de hand van ons nieuwe onderzoek aan kemphanen. Het is een verrukking daarbij zo nauw samen te kunnen werken met gepassioneerde ambachtslieden als de Friese 'wilsterflappers'.³³ Het wilsterflappen is een gespecialiseerde vangtechniek waarbij vogels met krachtige audiovisuele prikkels naar een plek in een weiland worden gelokt, en vervolgens met een groot, door de wind voortgedreven, net in de vlucht worden gevangen. Dankzij de inspanningen van deze wilsterflappers konden we de afgelopen twee voorjaren ongeveer tweeëneenhalf duizend kemphanen van kleurringen voorzien. Waarnemingsinspanningen in heel Europa en West Afrika zorgden ervoor dat we in deze korte tijd al een gedetailleerd beeld hebben opgebouwd van de trekwegen van kemphanen die in het voorjaar van de Friese graslanden gebruik maken (Figuur 6). Dat dit binnen twee jaar mogelijk is, betekent ook dat we snelle veranderingen van trekwegen, bijvoorbeeld als gevolg van habitatverlies en klimaatverandering, snel op het spoor zullen komen.

Het is ook een leuke tijd om dierecoloog te zijn vanwege de snelle technologische ontwikkelingen, vooral ten aanzien van het steeds kleiner en bruikbaar worden van allerlei 'gadgets'. Satellietzenders zijn inmiddels zo klein dat ze in de grote rosse grutto's van Alaska geïmplantéerd konden worden. Zo'n implantatie in de buikholte is een veterinaire hoogstandje. Ondanks het feit dat alle vijf dieren na implantatie keurig in leven bleven en rondzwierven langs de kusten van westelijk Alaska, stierven de zenders nog voor de vijf rosse grutto's aan de oversteek van elfduizend kilometer over de Stille Oceaan naar Nieuw Zeeland konden beginnen. De rosse grutto's bleken echter in staat de overtocht met de disfunctionerende satellietzenders te volbrengen.³⁴ Inmiddels zijn drie van de vijf vrouwtjes in Nieuw-



Figuur 6. Terugmeldlocaties tot december 2005 op basis van de 2400 kemphanen die tijdens de voorjaarstrek in 2004 en 2005 door de wilsterflappers in de Friese Zuidwesthoek zijn gevangen en door ons van individuele kleurringcombinaties waren voorzien.

Figure 6. Locations of recovery or resighting (complete till december 2005) yielded by the 2400 ruffs that were captured by the Friesian wilsternetters in the springs of 2004 and 2005 in southwest Fryslân and provided by the RUG-team with individual colour-ring combinations.

Zeeland teruggezien. De technische kant van dit project behoeft dus nog wat verbeteringen. In Groningen werden successen geboekt met het zenderen van branden rotganzen,³⁵ en inmiddels weten we allemaal over de noodlottige reizen van twee grauwe kiekendieven uit Oost-Groningen. Zoals we vorige week in de krant hebben kunnen lezen, reisde kiekendief Marion vanuit het Groninger land naar het noorden van Nigeria waar ze door mensenhand aan haar einde kwam.³⁶

De meeste vogelsoorten zijn echter veel kleiner dan rosse grutto's en grauwe kiekendieven, en nieuwe ontwikkelingen bij trekonderzoek met zenders hebben enige tijd op zich laten wachten. We zijn nu in samenwerking met Cornell University bezig met de ontwikkeling van hele kleine zenders met capaciteit voor informatieopslag. Het gaat ons niet om het zenderen van vlinders. Wel zijn we bezig om deze microtechnieken te gebruiken om een twee gram zwaar instrumentje te bouwen waarbij een chip wordt gecombineerd met een zendertje. Op de chip wordt een jaar lang bijgehouden waar een vogel verblijft en de ingebouwde zender

zendt deze informatie vervolgens op afgesproken tijdstippen uit. Het enige wat wij moeten doen is op dat moment met een ontvanger in de buurt zijn!

We willen deze zendertjes inzetten bij onderzoek aan de details van het trekgedrag van kanoeten die in het waddengebied van de Banc d'Arguin in Mauritanië overwinteren. We vinden hier grote verschillen tussen de jaarlijkse overleving van individuen die we stevast op de wadplaten ten westen van het dorpje Iwik vinden, en kanoeten die alleen ten oosten ervan voorkomen.³⁷ Kanoeten die tijdens hoogwater ten westen van Iwik overtijen en bij laagwater op deze wadplaten foerageren, hebben een jaarlijkse overleving van 76%. Kanoeten die ten oosten van Iwik overtijen en daar vlak in de buurt foerageren, hebben een jaarlijkse overleving van 56%. We vermoeden dat de 20% lagere overleving van de oostelijke kanoeten te maken heeft met een lagere kwaliteit van de wadplaten in deze baai. Wat de oorzaak echter ook moge zijn, zo'n contrast geeft ons een prachtige situatie om verschillen in habitatkwaliteit in de winter te koppelen aan gebeurtenissen in de rest van het jaar. Met behulp van de slimme zendertjes hopen we te leren waar de verschillen in overleving door ontstaan, en of gebeurtenissen tijdens de trek, in de Franse of Duitse doortrekgebieden bijvoorbeeld, er mee te maken hebben.

Om kort te gaan, ons schip ligt goed op koers. Ik hoop dat duidelijk is geworden dat we als dierecologen grip beginnen te krijgen op alle factoren die habitatkeus en aantallen beïnvloeden. We beschikken over een steeds uitgebreider instrumentarium om die factoren op een integratieve manier meetbaar te maken in belangrijke ecosystemen. De kracht van de Groninger dierecologen, het combineren van door theorie gevoed grootschalig beschrijvend veldwerk met het experimenteel toetsen van de theorie, is de basis voor een wereldwijd web van inspirerende samenwerkingen.

Hiermee ben ik bijna aan het einde van mijn verhaal. Het wordt tijd voor een citaat uit de lezing waarmee gastschrijver Koos van Zomeren anderhalf jaar geleden zijn lezingenserie opende: *“Zich maar al te zeer bewust van zijn vergankelijkheid zoekt de mens naar een verstandhouding met het onvergankelijke, het eeuwige, dat wat ons zeker overleeft. Dat kan God zijn. Dat kunnen kinderen zijn. Dat kan kunst zijn. Dat kan ook het landschap zijn – maar niet als dat nog vergankelijker is dan wijzelf.”*

Wat mij betreft kan het ook *wetenschap* zijn, maar dan wel van het inspirerende, elegante, en ‘tijdloze’ soort. Toen ik tweeëneenhalf jaar geleden als hoogleraar werd aangesteld, hoopte ik aan deze bijna vierhonderd jaar oude universiteit een sfeer aan te treffen waarin het gevecht voor het behoud van deze kwetsbare wetenschap logisch is. Over die sfeer ben ik, helaas, wat onzeker geworden. Niettemin hoop ik dat we als universiteit, maar ook binnen onze fundamentele onderzoeksinstituten, wegen zullen vinden om de gedwongen verleiding van ‘marktwerking’ te weerstaan. De recente geschiedenis leert mij dat dit onherroepelijk leidt tot verkwanseling van ons wetenschappelijk erfgoed. Anderhalve week geleden zei Piet Borst het in zijn NRC column³⁸ zo: *“Door al dat thema-onderzoek worden onderzoekers opgejaagd om van geldstroompje naar geldkraantje te hollen om hun emmertje te kunnen vullen. Dat kweekt handige jongens, geen briljante vernieuwers. Door de fixatie*

op trendy thema's en sexy prioriteitsgebieden, versmalt ook de basis..." Bij contract-onderzoek is de klant uiteindelijk koning. Dat is geen probleem als opdrachtgever en wetenschapper beide gebaat zijn bij nieuwe, diepgravende en harde kennis. In de ecologie is dat niet vaak het geval. Dán is de ontwikkeling en de vrijheid van wetenschap in het geding. Zoals de rechterlijke macht autonoom moet kunnen zijn, zo moet de wetenschap dat ook.³⁹ Wij moeten pal staan voor de Ivoren Toren, maar wel een toren met grote open ramen waar veel moois en belangwekkends door naar buiten komt.

Ik heb het geluk gehad om als wetenschapper op te groeien in de geborgenheid van twee fijne, aan elkaar gelieerde, vakgroepen bij de Rijksuniversiteit Groningen en het Koninklijk Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee op Texel. Ik zie het als hoogleraar als een belangrijke taak om de aanstormende jonge onderzoekers vergelijkbare kansen te bieden en liefst een vergelijkbare geborgenheid. Wat betreft het laatste, denk ik dat er in de relatie met de hogere bestuursniveaus momenteel veel ruimte voor verbetering is. Ik hoop dat we met z'n allen die ruimte snel zullen vullen, zodat de Groninger Universiteit weer een plaats wordt waar we met de neuzen dezelfde kant uit staan, een instelling waar we ons als hartstochtelijke biologische onderzoekers en onderwijsgevers *thuis* voelen.

Ik heb gezegd.

Verwijzingen

- (1) van Zomeren, K. 2005. *Dit doet de taal voor ons. Drie Groninger lezingen*. Uitgeverij Floran, Nijmegen.
- (2) Newton, I. 1998. *Population limitation in birds*. Academic Press, San Diego.
 Krebs, C.J. 2001. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Benjamin Cummings, San Francisco.
 Newton, I. 2003. *The speciation and biogeography of birds*. Academic Press, Amsterdam.
 Begon, M., C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.
- (3) van de Kam, J., B.J. Ens, T. Piersma & L. Zwarts. 1999. *Ecologische atlas van de Nederlands wadvogels*. Schuyt & Co, Haarlem
 van de Kam, B.J. Ens, T. Piersma & L. Zwarts. 2004. *Shorebirds. An illustrated behavioural ecology*. KNNV Publishers, Utrecht.
 Piersma, T. 2006. *Waarom nonnetjes samen klaarkomen en andere wonderen van het wad*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- (4) Dekinga, A. & T. Piersma. 1993. Reconstructing diet composition on the basis of faeces in amollusc-eating wader, the knot *Calidris canutus*. *Bird Study* 40: 144-156.
 van Gils, J.A., T. Piersma, A. Dekinga & M. W. Dietz. 2003. Cost-benefit analysis of mollusc-eating in a shorebird. II. Optimizing gizzard size in the face of seasonal demands. *Journal of Experimental Biology* 206: 3369-3380.
- (5) Piersma, T., D.I. Rogers, P.M. González, L. Zwarts, L.J. Niles, I. de Lima Serrano do Nascimento, C.D.T. Minton & A.J. Baker. 2005. Fuel storage rates in red knots worldwide: facing the severest ecological constraint in tropical intertidal conditions? In: R. Greenberg and P. P. Marra (ed.), *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migratory birds*, pp 262-274. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- (6) Piersma, T. & A. Koolhaas. 1997. *Shorebirds, shellfish(eries and sediments around Griend, western Wadden Sea, 1988-1996*. NIOZ-rapport 1997-7, Texel.
 Piersma, T., A. Koolhaas, A. Dekinga, J.J. Beukema, R. Dekker & K. Essink. 2001. Long-term indirect effects of mechanical cockle-dredging on intertidal bivalve stocks in the Wadden Sea. *Journal of Applied Ecology* 38: 976-990.
 van Gils, J.A. 2004. *Foraging decisions in a digestively constrained long-distance migrant, the red knot (Calidris canutus)*. Proefschrift, Rijksuniversiteit Groningen.
 Kraan, C., A. Dekinga, T. Piersma & J. van der Meer, in voorbereiding.
- (7) Piersma, T., R. Hoekstra, A. Dekinga, A. Koolhaas, P. Wolf, P.F. Battley & P. Wiersma. 1993. Scale and intensity of intertidal habitat use by knots *Calidris canutus* in the western Wadden Sea in relation to food, friends and foes. *Netherlands Journal of Sea Research* 31: 331-357.
 Piersma, T., Y. Verkuil & I. Tulp. 1994. Resources for long-distance migration of knots *Calidris canutus islandica* and *C. c. canutus*: how broad is the temporal exploitation window of benthic prey in the western and eastern Wadden Sea. *Oikos* 71: 393-407.
 van Gils, J.A. & T. Piersma. 1999. Day- and nighttime movements of radiomarked knots, *Calidris canutus*, staging in the western Wadden Sea in July-August 1995. *Wader Study Group Bulletin* 89: 36-44.
 van Gils, J.A., T. Piersma, A. Dekinga & B. Spaans. 2000. Distributional ecology of individually radio-marked knots *Calidris canutus* in the western Dutch Wadden Sea in August-October 1999. *Limosa* 73: 29-34.
 van Gils, J.A., A. Dekinga, B. Spaans, W.K. Vahl & T. Piersma. 2005. Digestive bottleneck affects foraging decisions in red knots (*Calidris canutus*). II Patch choice and length of working day. *Journal of Animal Ecology* 74: 120-130. V
- (8) van Gils, J.A., B. Spaans, A. Dekinga & T. Piersma. 2006. Foraging in a tidally structured environment by red knots (*Calidris canutus*): ideal, but not free. *Ecology*: in press.
- (9) Wiersma, P. & T. Piersma. 1994. Effects of microhabitat, flocking, climate and migratory goal on energy expenditure in the annual cycle of red knots. *Condor* 96: 257-279.
 Williams, J.B. & B.I. Tieleman. 2001. Physiological ecology and behavior of desert birds. *Current Ornithology* 16: 299-353.
 Tieleman, B.I. & J.B. Williams. 2002. Effects of food supplementation on behavioral decisions of hoopoe larks in the Arabian Desert: balancing water, energy and thermoregulation. *Animal Behaviour* 63: 519-529.
 Battley, P.F., D.I. Rogers, T. Piersma & A. Koolhaas. 2003. Behavioural evidence for heat-load problems in great knots in tropical Australia fuelling for long-distance flight. *Emu* 103: 97-104.
 Tieleman, B.I. 2002. *Avian adaptation along an aridity gradient. Physiology, behavior, and life history*. Proefschrift, Rijksuniversiteit Groningen.
- (10) Tieleman, B.I., J.B. Williams & M.E. Buschur. 2002. Physiological adjustments to arid and mesic environments in larks (Alaudidae). *Physiological and Biochemical Zoology* 75: 305-313.
 Tieleman, B.I., J.B. Williams & P. Bloomer. 2003. Adaptation of metabolism and evaporative water loss along an aridity gradient. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 207-214.
 Tieleman, B.I., J.B. Williams, M.E. Buschur & C.R. Brown. 2003. Phenotypic variation of larks along an aridity gradient: are desert birds more flexible? *Ecology* 84: 1800-1815.

- (11) Tinbergen, J.M., J.P. Bakker, T. Piersma & J. van den Broek (red.). 2000. *De onvrije natuur. Verkenningen van natuurlijke grenzen*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
 Zwarts, L. 1997. *Waders and their estuarine food supplies*. Proefschrift, Rijksuniversiteit Groningen.
 van Eerden, M.R. 1998. *Patchwork. Patch use, habitat exploitation and carrying capacity for water birds in Dutch freshwater wetlands*. Proefschrift, Rijksuniversiteit Groningen.
 De Leeuw, J.J. 1997. *Demanding divers. Ecological energetics of food exploitation by diving ducks*. Proefschrift, Rijksuniversiteit Groningen.
 Drent, R., C. Both, M. Green, J. Madsen & T. Piersma. 2003 Pay-offs and penalties of competing migratory schedules. *Oikos* 103: 274-292
 Drent, R., J.M. Tinbergen, J.P. Bakker, T. Piersma and others. 2005. *Seeking Nature's Limits. Ecologists in the field*. KNNV Publishing, Utrecht.
- (12) Cresswell, W. 1994. Flocking is an effective anti-predator strategy in redshanks, *Tringa totanus*. *Animal Behaviour* 47: 433-442.
 Lima, S.L. & L.M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640.
 Lank, D.B. & R.C. Ydenberg. 2003. Death and danger at migratory stopovers: problems with "predation risk". *Journal of Avian Biology* 34: 225-228.
 Caro, T.M. 2005. *Antipredator defences in birds and mammals*. Chicago University Press, Chicago.
 Lind, J. & W. Cresswell. 2006. Anti-predation behaviour during bird migration; the benefit of studying multiple behavioural dimensions. *J. Ornithol.* published online Feb. 2006 (DOI 10.007/s10336-005-0051-3).
 van den Hout, P.J., T. Piersma, A. Dekinga, S.K. Lubbe & G.H. Visser. 2006. Ruddy turnstones rapidly build pectoral muscle after a raptor scare. Submitted manuscript
- (13) Piersma, T. 1997. Do global patterns of habitat use and migration strategies co-evolve with relative investments in immunocompetence due to spatial variation in parasite pressure? *Oikos* 80: 623-631.
 Piersma, T. 2003. "Coastal" versus "inland" shorebird species: interlinked fundamental dichotomies between their life- and demographic histories? *Wader Study Group Bulletin* 100: 5-9.
 Mendes, L., T. Piersma, M. Lecoq, B. Spaans & R.E. Ricklefs. 2005. Disease-limited distributions? Contrasts in the prevalence of avian malaria in shorebird species using marine and freshwater habitats. *Oikos* 109: 396-404.
- (14) Matson, K.D., R.E. Ricklefs & K.C. Klasing. 2004 A hemolysis-hemagglutination assay for characterizing constitutive innate humoral immunity in wild and domestic birds. *Developmental and Comparative Immunology* 29: 275-286.
 Tieleman, B.I., J.B. Williams, R.E. Ricklefs & K.C. Klasing. 2005. Constitutive innate immunity is a component of the pace-of-life syndrome in tropical birds. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 1715-1720.
 Mendes, L., T. Piersma, D. Hasselquist, K.D. Matson & R.E. Ricklefs. 2006. Variation in the innate and acquired arms of the immune system among five shorebird species. *Journal of Experimental Biology* 209: 284-291.
- (15) Buehler, D.M. & T. Piersma 2006. Travelling on a budget: predictions and ecological evidence for bottlenecks in the annual cycle of long-distance migrants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, in press.
- (16) vele artikelen in dag- en weekbladen, december 2005-februari 2006; R. Fouchier pers. med.
 Chen, H. en 27 co-auteurs. 2006. Establishment of multiple sublineages of H5N1 influenza virus in Asia: implications for pandemic control. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103: 2845-2850.
- (17) Quammen, D. 1996. *The song of the dodo. Island biogeography in an age of extinction*. Hutchinson, London.
 Berrill, M. 1997. *The plundered seas. Can the world's fish be saved?* Sierra Club Books, San Francisco.
 Harvey, G. 1998. *The killing of the countryside*. Vintage, London.
 Stearns, B.P. & S.C. Stearns. 1999. *Watching, from the edge of extinction*. Yale University Press, New Haven.
 Oates, J.F. 1999. *Myth and reality in the rain forest. How conservation strategies are failing in West Africa*. University of California Press, Berkeley.
 Jackson, J.B.C., M.X. Kirby, W.H. Berger, K.A. Bjorndal, L.W. Botsford, B.J. Bourque, R.H. Bradbury, R. Cooke, J. Erlandson, J.A. Estes, T.P. Hughes, S. Kidwell, C.B. Lange, H.S. Lenihan, J.M. Pandolfi, C.H. Peterson, R.S. Steneck, M.J. Tegner & R.R. Warner. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293: 629-638.
 Wilson, E.O. 2003. *The future of life*. Abacus, London.
 Pauly, D. & J. MacLean. 2003. *In a perfect ocean. The state of fisheries and ecosystems in the North Atlantic Ocean*. Island Press, Washington, D.C.
 van Zomeren, K. 2004. *De levende have. Een modern bestiarium*. Arbeiderpers, Amsterdam.
- (18) Piersma, T., A. Dekinga & A. Koolhaas. 1993. Een kwetsbare keten: modder, nonnetjes en kanoeten bij Griend. *Waddenbulletin* 28: 144-149
 Koolhaas, A., T. Piersma & J.M. van den Broek. 1998. Kokkel- en mosselvisserij beschadigen het wadleven. *De Levende Natuur* 99: 254-260
 Drent, J., A. Dekinga, J. van der Meer, C. Kraan, T. Piersma, in voorbereiding.

- (19) Bijlsma, R.G., F. Hustings & C.J. Camphuysen. 2001. *Algemene en schaarse vogels van Nederland (Avifauna van Nederland 2)*. GMB Uitgeverij, Haarlem/KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- SOVON Vogelonderzoek Nederland. 2002. *Atlas van de Nederlandse broedvogels 1998-2000*. Nederlandse Fauna 5. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- (20) Lyons, S.K., F.A. Smith & H.H. Brown. 2004. Of mice, mastodon and men: human-mediated extinctions on four continents. *Evolutionary Ecology Research* 6: 339-358.
- Burney, D.A. & T.F. Flannery. 2005. Fifty millennia of catastrophic extinctions after human contact. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 395-401.
- (21) Houghton, J. 1997. *Global warming: the complete briefing*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lynas, M. 2005. *High Tide. How climate crisis is engulfing our planet*. Harper Perennial, London.
- Walther, G.-R., L. Hughes, P. Vitousek & N.C. Stenseth. 2005. Consensus on climate change. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 648-649.
- (22) Pearce, F. 2005. Arctic ice shrinking as it feels the heat. *New Scientist* 8 October 2005: 12.
- Pearce, F. 2006. Dark future looms for Arctic tundra. *New Scientist* 21 January 2006: 15.
- Walker, M.D. en 26 co-auteurs. 2006. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103: 1342-1346.
- Hamer, M. 2006. The polar road to riches. *New Scientist* 21 January 2006: 24-25.
- (23) Both, C., A.A. Artemyev, B. Blaauw, R.J. Cowie, A.J. Dekhuijzen, T. Eeva, A. Enemar, L. Gustafsson, E.V. Ivankina, A. Järvinen, N.B. Metcalfe, N.E.I. Nyholm, J. Potti, P.-A. Ravussin, J.J. Sanz, B. Silverin, F.M. Slater, L.V. Sokolov, W. Winkel, J. Wright, H. Zang & M.E. Visser. 2004 Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 1657-1662.
- Both, C., S. Bouwhuis, C.M. Lessells & M.E. Visser. 2006. Climate change and population declines in a long distance migratory bird. *Nature* 439: in press.
- Both, C., J.J. Sanz, A.A. Artemyev, B. Blaauw, R.J. Cowie, A.J. Dekhuijzen, A. Enemar, A. Järvinen, N.E.I. Nyholm, J. Potti, P.-A. Ravussin, B. Silverin, F.M. Slater, L.V. Sokolov, M.E. Visser, W. Winkel, J. Wright & H. Zang. 2006. Pied flycatchers travelling from Africa to breed in Europe: differential effects of winter and migration conditions on breeding date. *Ardea* 94: in press.
- (24) van der Graaf, A.J. 2006. *Geese on a green wave: flexible migrants in a changing world*. Proefschrift, Rijksuniversiteit Groningen.
- (25) Stephens, D.W. & J.R. Krebs. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Alerstam, T. & A. Hedenström. 1998. The development of bird migration theory. *Journal of Avian Biology* 29: 343-369.
- Houston, A.I. & J.M. McNamara. 1999. *Models of adaptive behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Giraldeau, L.-A. & T. Caraco. 2000. *Social foraging theory*. Princeton University Press, Princeton.
- van Doorn, G.S. 2004. *Sexual selection and sympatric speciation*. Proefschrift, Rijksuniversiteit Groningen.
- (26) Fretwell, S.D. & J.H.J. Lucas. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19: 16-36.
- (27) van Gils, J.A. & T. Piersma. 2004. Digestively constrained predators evade the cost of interference competition. *Journal of Animal Ecology* 73: 386-398.
- van Gils, J.A., P. Edelaar, G. Escudero & T. Piersma. 2004. Carrying capacity models should not use fixed prey density thresholds: a plea for using more tools of behavioural ecology. *Oikos* 104: 197-204.
- Vahl, W.K., T. Lok, J. van der Meer, T. Piersma & F.J. Weissing. 2005. Spatial clumping of food and social dominance affect interference competition among ruddy turnstones. *Behavioral Ecology* 16: 834-844.
- Vahl, W.K., J. van der Meer, F.J. Weissing, D. van Dulleman & T. Piersma. 2005. The mechanisms of interference competition: two experiments on foraging waders. *Behavioral Ecology* 16: 845-855.
- (28) Tinbergen, J.M. 2005. Biased estimates of fitness consequences of brood size manipulation through correlated effects on natal dispersal. *Journal of Animal Ecology* 74: 1112-1120
- Dissertatieprojecten van S. Michler en M. Nicolaus onder leiding van J.M. Tinbergen, C. Both en N. Dingemanse.
- (29) Avise, J.C. 1994. *Molecular markers, natural history and evolution*. Chapman & Hall, New York.
- Avise, J.C. 2000. *Phylogeography. The history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Baker, A.J. (ed.). 2000. *Molecular methods in ecology*. Blackwell Science, Oxford.
- (30) Dietz, M.W., A. Dekinga, T. Piersma & S. Verhulst. 1999. Estimating organ size in small migrating shorebirds with ultrasonography: an intercalibration exercise. *Physiological and Biochemical Zoology* 72: 28-37.
- Dietz, M.W., T. Piersma & A. Dekinga. 1999. Body-building without power training: endogenously regulated pectoral muscle hypertrophy in confined shorebirds. *Journal of Experimental Biology* 202: 2831-2837.
- Lindström, Å., A. Kvist, T. Piersma, A. Dekinga & M.W. Dietz. 2000. Avian pectoral muscle size rapidly tracks body mass changes during flight, fasting and fuelling. *Journal of Experimental Biology* 203: 913-919.

- Dekinga, A., M.W. Dietz, A. Koolhaas & T. Piersma. 2001. Time course and reversibility of changes in the gizzards of red knots alternately eating hard and soft food. *Journal of Experimental Biology* 204: 2167-2173.
- Starck, J.M., M.W. Dietz & T. Piersma. 2001. The assessment of body composition and other parameters by ultrasound scanning. In J.R. Speakman (ed.), *Body composition analysis of animals. A handbook of non-destructive methods*, pp. 188-210. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jenni-Eiermann, S., L. Jenni & T. Piersma. 2002. Temporal uncoupling of thyroid hormones in red knots: T3 peaks in cold weather, T4 during moult. *Journal für Ornithologie* 143: 331-340.
- Jenni-Eiermann, S., L. Jenni, A. Kvist, Å. Lindström, T. Piersma & G.H. Visser. 2002. Fuel use and metabolic response to endurance exercise: a wind tunnel study of a long-distance migrant shorebird. *Journal of Experimental Biology* 205: 2453-2460.
- Jenni-Eiermann, S., L. Jenni & T. Piersma. 2002. Plasma metabolites reflect seasonally changing metabolic processes in a long-distance migrant shorebird (*Calidris canutus*). *Zoology* 105: 239-246.
- Landys-Ciannelli, M.M., M. Ramenofsky, T. Piersma & J. Jukema, Castircum Ringing Group & J.C. Wingfield. 2002. Baseline and stress-induced plasma corticosterone during long-distance migration in the bar-tailed godwit, *Limosa lapponica*. *Physiological and Biochemical Zoology* 75: 101-110.
- Reneerkens, J., T. Piersma & M. Ramenofsky. 2002. An experimental test of the relationship between temporal variability of feeding opportunities and baseline levels of corticosterone in a shorebird. *Journal of Experimental Zoology* 293: 81-88.
- Wikelski, M. & S.J. Cooke. 2006. Conservation physiology. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 38-46.
- (31) Reneerkens, J., T. Piersma & B. Spaans. 2005. *De Waddenzee als kruispunt van vogeltrekwegen. Literatuurstudie naar de kansen en bedreigingen van wadvogels in internationaal perspectief*. NIOZ-report 2005-4, Texel.
- Spaans, B. 2006. *Survival and behaviour of shorebirds wintering on the Banc d'Arguin, Mauritania. Progress-report 2002 - 2005*. NIOZ-report 2006-1, Texel.
- Piersma, T. & B. Spaans. 2004. Inzichten uit vergelijkingen: ecologisch onderzoek aan wadvogels wereldwijd. *Limosa* 77: 43-54.
- (32) Rogers, D.I., T. Piersma, M. Lavaleye, G.B. Pearson, P. de Goeij & J. van de Kam. 2003. *Life along land's edge. Wildlife on the shores of Roebuck Bay*, Broome. Department of Conservation and Land Management, Kensington, WA.
- Baker, A.J., P.M. González, T. Piersma, L.J. Niles, I. de Lima Serrano do Nascimento, P.W. Atkinson, N.A. Clark, C.D.T. Minton, M.K. Peck & G. Aarts. 2004. Rapid population decline in red knots: fitness consequences of decreased refuelling rates and late arrival in Delaware Bay. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 875-882.
- Battley, P.F., D.I. Rogers, J.A. van Gils, T. Piersma, C.J. Hassell, A. Boyle & Y. Hong-Yan. 2005. How do red knots leave Northwest Australia in May and reach the breeding grounds in June? Predictions of stopover times, fuelling rates and prey quality in the Yellow Sea. *Journal of Avian Biology* 36: 494-500.
- van Gils, J.A., P.F. Battley, T. Piersma, & R. Drent. 2005. Reinterpretation of gizzard sizes of red knots world-wide, emphasizes overriding importance of prey quality at migratory stopover sites. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 2609-2618.
- (33) Jukema, J., T. Piersma, J.B. Hulscher, E.J. Bunschoke, A. Koolhaas, & A. Veenstra. 2001. *Goudplevieren en wilsterflappers: eeuwenoude fascinatie voor trekvogels*. Fryske Akademy, Ljouwert/KNV Uitgeverij, Utrecht; op p. 218 van dit boek wordt een lijst met 14 belangwekkende biologische en vogelkundige ontdekkingen gegeven die alle uit de samenwerking tussen wilsterflappers en wetenschappers werden geboren.
- Piersma, T., K.G. Rogers, H. Boyd, E.J. Bunschoke & J. Jukema. 2005. Demography of Eurasian golden plovers *Pluvialis apricaria* staging in The Netherlands, 1949-2000. *Ardea* 93: 49-64.
- Jukema, J. & T. Piersma. 2006. Permanent female mimics in a lekking shorebird. *Biology Letters* 2: published online. (DOI: 10.1098/rsbl.2005.0416)
- (34) Gill, R.E., Jr., T. Piersma, G. Hufford, R. Servranckx & A. Riegen. 2005. Crossing the ultimate ecological barrier: evidence for an 11000-km-long nonstop flight from Alaska to New Zealand and Eastern Australia by bar-tailed godwits. *Condor* 107: 1-20.
- Robert E. Gill, Jr. persoonlijke mededelingen, december 2005-januari 2006.
- (35) Green, M., T. Alerstam, P. Clausen, R. Drent & B.S. Ebbinge. 2002. Dark-bellied brent geese *Branta bernicla*, as recorded by satellite telemetry, do not minimize flight distance during spring migration. *Ibis* 144: 106-121.
- R. Drent, persoonlijke mededelingen 2005.
- (36) Dijksterhuis, K. 2006. Bang voor zaaddodend vergif. *NRC Handelsblad* 10 februari 2006: 36.
- (37) Leyrer, J., B. Spaans, M. Camara & T. Piersma. 2006. Small home ranges and high site fidelity in red knots (*Calidris canutus*) wintering on the Banc d'Arguin, Mauritania. *Journal of Ornithology*, in press.
- B. Spaans et al., ongepubliceerde waarnemingen.
- (38) Borst, P. 2006. De omgekeerde kennisparadox. *NRC Handelsblad* 4 februari 2006.
- (39) Köbben, A.J.F. & H. Tromp. 1999. *De onwelkome boodschap, of hoe de vrijheid van wetenschap wordt bedreigd*. Mets, Amsterdam.

Woorden van dank

Bij het samenstellen van deze oratie voelde ik voortdurend de aanmoediging en inspiratie van Koos van Zomeren. Dat was niet voor het eerst, en ik bedank hem voor deze interacties en zijn vriendschap. Technische ondersteuning bij de uitvoering van deze oratie kreeg ik, als was er niks vanzelfsprekenders, van Anton Nolle.

Zonder de PIONIER-subsidie van de Nederlandse Organisatie voor Wetenschappelijk Onderzoek (NWO) in 1996 had ik nooit de fantastische onderzoeksgroep op kunnen bouwen waar ik nu zoveel inspiratie uit put en de wetenschappelijke vruchten van pluk. Ik dank iedereen die dit indertijd mogelijk heeft helpen maken, en wel in het bijzonder m'n voorganger Rudi Drent. Zonder de voortdurende, welgemeende en grote steun van mijn thuisinstituten, het Koninklijk Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ) op Texel en de Rijksuniversiteit Groningen, was het natuurlijk ook nooit wat geworden. Ik dank de opeenvolgende leidinggevers van beide instellingen voor deze steun.

Het soort wetenschappelijk werk waaraan ik vorm heb proberen te geven bouwt op de aanvullende inspanningen van mensen met heel verschillende specialiteiten. Het is een niet te beschrijven voorrecht om de afgelopen jaren deel uit te kunnen maken van zo'n team, of eigenlijk twee elkaar aanvullende teams: die op het NIOZ en die aan de RUG. Ik schiet vol als ik moet denken aan de geweldige jarenlange samenwerking met mijn buddy's Anne Dekinga, Bernard Spaans, Anita Koolhaas en Maarten Brugge op het NIOZ en Maurine Dietz en Jos Hooijmeijer in Groningen. Ik hoop van ganser harte dat ons samenspel van soms heel weinig woorden nog vele jaren door zal gaan en z'n vruchten zal afwerpen. Ons werk profiteert nu al weer decennialang van de inspanningen en bijzondere gaves van Jan van de Kam en Dick Visser. Ik bedank hen beide voor hun vriendschap en bevolgen vakmanschap.

Naast het vertrouwen van en in de eigen onderzoeksgroep, is de nabijheid van goede collega's een eerste vereiste. Het is een grote eer om in de voetstappen proberen te treden van Rudi Drent en ik prijs me bijzonder gelukkig met de innige samenwerking met Jaap van der Meer op het NIOZ en Joost Tinbergen aan de RUG. Ook wil ik de prettige kontakten in de afdeling Mariene Ecologie en Evolutie op het NIOZ noemen, en natuurlijk binnen de Animal Ecology Group: het is gewoon geweldig in jullie midden te mogen werken! Iets hoger in de hiërarchie wil ik m'n collega's binnen CEES, het Centrum voor Evolutionaire en Ecologische Studies van de RUG, bedanken voor hun uitzonderlijke collegialiteit en vriendschap; ik trek me daar dagelijks aan op. Natuurlijk dank ik ook alle jonge onderzoekers en de iets-minder-jonge postdocs waar ik mee te maken heb en heb gehad: zonder uitzondering was en is het een voorrecht met jullie te kunnen samenwerken, van jullie te leren, om samen met jullie mooie dingen te mogen maken. Een hele speciale plaats in mijn leven wordt ingenomen door Suus Bakker-Geluk. Zij bewaakt op onnavolgbare wijze de organieke structuur van onze dierecologiegroep en is mijn grote steunpilaar, en niet alleen die van mij.

De onvoorwaardelijkheid waarmee mijn ouders me steeds alle vrijheid en vertrouwen hebben gegeven, heeft vast en zeker een stevige basis gelegd. De toon en het tempo van mijn leven als bioloog werd verder gezet tijdens onze eerste expeditie naar de Banc d'Arguin in 1980: bedankt, nog steeds, Wibe Altenburg, Meinte Engelman en Ron Mes. Ik meen dat ik m'n wetenschappelijke vorming vooral te danken heb aan Marcel Kersten, Leo Zwarts, Mennobart van Eerden, Jan Veen, Rob Bijlsma, Joost Tinbergen, Jaap van der Meer en natuurlijk Rudi Drent. Voor al die bedoelde en onbedoelde supervisie en inspiratie wil ik jullie graag bedanken. Dit is ook de plaats om te zeggen hoezeer ik het professionele veld in Nederland waardeer. Ik denk hierbij aan allerlei collega's bij onderzoeksinstellingen en bureaus, maar ook aan collega's die bij de verschillende maatschappelijke organisaties voor natuurbehoud werken.

Als veldbiologen verkeren we in de unieke positie dat we samen kunnen werken met gedreven amateur-biologen en andere veldwerkers. Ik beleef ongelooflijk veel plezier aan, en heb wetenschappelijk enorm geprofiteerd van, de samenwerking met Joop Jukema, aardappelteler en begenadigd ornitholoog. Het samenspel met de Friese wilsterflappers is van onschatbare wetenschappelijke waarde gebleken, en ontzettend leuk. Tige tank alle gearre, en jimme fine it fêst net slim dat ik Douwe van der Zee, Piet Vlas, Jaap Strikwerda en Ulbe Rijpma speciaal even neame wol. Met betrekking tot ons populatie-onderzoek aan grutto's, is de samenwerking met de Fûgelwacht Warkum nog pril, maar niet minder warm.

I cannot really find the proper words to describe what it means to me to be part of a worldwide network of dear friends and colleagues. For starters, I can't get enough of the committee and the membership of the international Wader Study Group! In addition, and in particular, I extend my warmest thanks for being there to Allan Baker, Patricia Gonzalez, Grant Pearson, Hugh Boyd, Phil Battley, Danny and Ken Rogers, Bob Gill and Colleen Handel, Åke Lindström, David Winkler, Pavel Tomkovich, Yaa Ntiamao-Baidu, Barbara Helm, Bob Ricklefs, Martin Green, Chris Hassell and others. Our intense communications are so exciting and our occasional get togethers and joint adventures so incredibly cool.

En wat jou betreft, lieve Petra, schieten woorden me echt tekort. Laat ik het hierop houden: dat er voor mij geen leuker en liever leven denkbaar is dan een leven met jou.

A *animal ecology: habitat choice and changing numbers of animals in a changing world*

Respected colleagues, dear family and friends,

On 19 October 2004, Koos van Zomeren, in this very oratorium, finished his series of public lectures¹ as writer in residence at the University of Groningen with the following sentence: “- *in the animal all characteristics of the landscape come together, in the landscape all characteristics of the animal are spread out.*” Eighteen months later I like to start my Inaugural Lecture with this beautiful line, or rather, with the first part of the sentence:

“in the animal all characteristics of the landscape come together.”

With these words Van Zomeren gives a powerful summary of that what makes most animal ecologists tick. He also suggests why animal ecology, in addition to the beauty and elegance of the science itself, could be relevant in a societal context.

Animal ecologists try to understand the habitat choice of animals, they investigate the place and role of animals within a landscape, within sets of interconnected landscapes, within certain habitats in certain climate zones, in the world. Animal ecologists try to discover the mechanisms underlying the distribution and abundance of animals.² The urgency of our science comes from the increasingly human driven changes in this world and the increasing speed of these changes: the rapidity with which landscapes are altered.

Let me begin by identifying some of mechanisms that help us explain habitat choice and the distribution and abundance of animals in changing worlds. What does an animal ecologist think of when confronted with a distributional problem or a change in numbers? What would she or he try to measure?

An animal that doesn't eat will starve and die: food is a first condition for survival. With information on the distribution of food lots can be said about the behaviour of animals that eat that food, and sometimes about their numbers. Thus, we must know what an animal eats, and how prey is distributed over the range of that animal. Building on a 50 year long tradition of Dutch ecological studies on intertidal flats,³ since 1988 we are investigating the distribution and abundance of red knots in the Wadden Sea. We chose knots as a model migrant-shorebird in view of their uniform diet of molluscs, a diet that can quite easily be quantified by visual observation and faecal analyses.⁴ We also chose knots because of their strict habitat choice. Nonbreeding knots only occur on extensive intertidal flats.⁵ With the research vessels and the movable observation platforms of the Royal Netherlands Institute for Sea Research on Texel such intertidal flats are accessible for us. We have managed to determine the distribution of molluscs over hundreds of square kilometres of intertidal flats for many years.⁶

We also managed to follow individual red knots throughout day and night by applying one and a half gram radio transmitters to their backs, and by registering the absence or presence of radio transmitters within a certain radius by automated radio tracking stations (ARTS). In this way we came to grips with the tidal and daily movements of individual red knots. The red knots that roosted at Richel during high tide periods, in the course of several days, appeared to use the whole complex of intertidal flats between the island of Vlieland and the Friesian foreshore.⁷

By mapping benthic food availability over much of this area of intertidal flats, we have also build a detailed picture of the distribution of their food. In this map (Figure 1), the size of the black dots scales with the predicted average food intake rate at each of these sampling stations: the blacker the area, the more food there is for red knots to find.

Most red knots use that great sandbank, Richel, to roost. With the outgoing tide they have to decide whether to fly to forage on the intertidal flats of Westwad, or Richelwad, or Grienderwaard or Ballastplaat. *They* have to ask themselves whether it is worth travelling all the way to the Ballastplaat, twenty kilometres from Richel, or whether the poorer intertidal flats closer to Richel are good enough. *We* have to ask ourselves whether red knots have all the relevant information to take such strategic decisions.

Figure 2 shows the way that red knots with radio tags that roost at Richel distribute themselves at low tide.⁸ Many birds remained close to the high tide roost, many birds moved to the Grienderwaard, but the rich mudflats of Ballastplaat appeared not particularly popular. Apparently, many red knots decided against the long commute to Ballastplaat: perhaps flight cost prevent this being worth their while.

To evaluate the decisions made by red knots we compared the empirical distribution pattern with predicted distribution patterns, predictions made on the basis of models that either or not incorporate their omniscience and travel costs.⁸ Red knots that do not know the distribution of their food, and do not care about the travel costs to reach the various places, should distribute themselves across the different areas relative to the extents of these areas (Figure 2). Under these assumptions many red knots should go to the extensive flats of Westwad, for example. Red knots that lack the information on food distribution, but do take travel costs into account, should remain close to Richel even at low tide. Red knots that know as much about the distribution of their food as we do, but that don't account for travel costs, should travel to Ballastplaat in much larger numbers than we saw. Finally, omniscient red knots that take travel costs into account, should distribute themselves approximately according to the real, wild knots. In the words of the scientist their behaviour is consistent with the assumption that they know the distribution of their food really well and that they incorporate flight costs into their strategic decisions. In the words of the writer, in [the behaviour of] the animal all [relevant] characteristics of the landscape come together.

Red knots, and animals in general, have to balance their energy income and energy expenditure, that is, animals have to do ENERGY MANAGEMENT. In areas

where daytime air temperatures exceed body temperatures, about forty-one degrees Celsius in the case of birds, animals can only prevent overheating by finding cool shaded locations or by using body water for evaporative cooling.⁹ Especially under such conditions the maintenance of energy balance is closely coupled with the maintenance of a water balance (WATER MANAGEMENT).¹⁰

Over the last thirty years, the animal ecologists from Groningen, under the keen leadership of Rudi Drent, have build up a reputation with their detailed mechanistic analyses of the distribution and numbers of especially waterbirds.¹¹ The distribution models are build on thorough measurements of food availability and detailed empirical knowledge on energy expenditure and water balance. Yet, the maintenance of an energy and a water balance are only two of the considerations that animals should routinely take into account. Birds that fall victim to predators such as a peregrine falcon, for example, won't have as many descendents as birds that avoid the attentions of this dangerous beast. The inescapability of evolutionary mechanisms then ensures that animals do also take danger into account. That is, animals have to find the right balance between fear and external danger: they have to do 'DANGER MANAGEMENT'.¹²

This leads me to the second part of Van Zomeren's deep statement: that *in the landscape all characteristics of the animal are spread out*. This subsentence troubled me, as most landscapes harbour many different animals. How on earth can their characteristics be spread out in that landscape? Nevertheless, the logic began to make some sense when I started thinking about my own considerations about birds that breed in the extreme High Arctic in summer and all move to marine and saline habitats in winter. If there are reasons to think that in harsh and extreme polar climates parasites and pathogens are rare, there are also reasons to think that the chicks of tundra-breeding birds may not get a chance to build up proper immune systems. They would then have to restrict themselves to relatively 'clean' (i.e. parasite and pathogen poor) habitats during the rest of their lives. Marine, seaside and otherwise saline habitats may provide such clean areas.¹³

Within the Animal Ecology Group we have meanwhile started to examine disease prevalence and immune competence in tundra breeders and other bird species in earnest. One way of doing this is by the measurement of the capacity of small volumes of blood to kill certain bacteria and fungi *in vitro*.¹⁴ This area of investigation, the study of 'DISEASE MANAGEMENT', recently received considerable support by the special fellowship from this university for Irene Tieleman. She will lead the development of a comprehensive research programme on immune competence and disease in a variety of avian systems. We have high hopes that comparisons between birds in different climate zones, and between seasons, can yield greater insight into the roles of disease resistance and prevalence in decisions about habitat choice and in the regulation of numbers of animals.¹⁵

At this point it seems a good idea to say something about the *urgency* of our science. Right now the world is deeply concerned about avian influenza. All of a sudden our information on the distribution, the migration routes and the workings of the immune systems of waterbirds have become important.¹⁶ Worldwide, animal

ecologists try to help out with their data as much as possible. The large numbers of blood samples and cloacal swabs that have been accumulated for many different species and sites over the last few years now begin to have more than academic relevance. The results of our own involvement demonstrate that avian flu viruses are very rare in migrant shorebirds. The screening of many great knots, for example, a species that connects northern Asia via the Chinese coastal wetlands with Australia, has typically failed to reveal any viral infections.

The urgency of our work also stems from the concerns about the proper management of the world's last natural areas, about national and international policies with respect to complete protection of such areas or the admission of activities for short-term economic gains.¹⁷ Our research on food, feeding and distribution of red knots in the western Dutch Wadden Sea has demonstrated that since 1988 the local stocks of the Baltic tellin *Macoma balthica* have decreased by ninety-nine percent.¹⁸ That is a drastic ecological change, as Baltic tellins were one of the key species connecting the planktonic and epibenthic algal production with the wealth of migrant waterbirds for which the government of The Netherlands has internationally claimed responsibility.

Baltic tellins are not the only animals that have shown drastic population changes over the last thirty years. The sustained investigations by a whole army of un-, under- or well-paid but always dedicated and knowledgeable ornithologists have led to comprehensive information on the changes in the avifauna of The Netherlands.¹⁹ Since 1975 a few species have done very well. The Egyptian geese that took our country by storm provide a good example. It is unfortunate that a much greater number of species have disappeared from considerable parts of The Netherlands since 1975. The analyses made by SOVON have shown that species like garganey, crested lark and nightingale have disappeared as breeding birds from much of the country. Even though the details of their extinction have usually not been investigated, lack of food, an overabundance of predators, loss of breeding sites and the loss of connections with wintering areas are among the usual suspects. In most cases the hand of humankind is clear, although those in political power usually prefer to attribute such losses and gains to things like climate change, i.e. causes that are outside governmental control!

A nice example of such a discussion is the variable interpretation of the causes of the extinctions of spectacular megafaunas that over the past 50,000 years have occurred in most parts of the world.²⁰ In the case of Eurasia, we lost animals such as the giant elk and the mammoth, as well as cave bears and cave lions. Increasingly, the assembled evidence indicates that the rather comfortable explanation that these waves of extinction are due to climate change, are no longer tenable. Temporal correlations between extinctions and bad ecological conditions are usually missing, whereas the correlations between extinctions and the arrival of modern man always occur.²⁰

This is not to say that I believe that climate change plays no role as a causal agent of the distributional changes of animals. Rather to the contrary, and in this respect it seems that considerable upheaval is underway.²¹ Reflecting a rather con-

tinuous trend of loss of Arctic ice, between 1979 and 2003 about one seventh of the ice cover of the North Pole region has disappeared, a loss of one million square kilometres of polar ice.²² Climatologists have now also attempted to also make a *prediction* of the size of this icecap. Now, the ice still covers much of the Arctic Ocean even in late summer, but by 2050, only 45 years from now, that surface may have been halved (Figure 3). This loss of ice cover will be something that the youngest biologists in the audience will experience during their working lives. The loss of permanent ice cover will undoubtedly greatly influence the habitats in the Arctic and the animals that depend on the habitats.

Societal anxiety in a big way decides which areas of science will get additional financial support (the science of fear). It is thus very likely that climate change will increasingly determine the research agenda. Already, with a rise in global temperatures, an increasing number of studies report ecological change as a function of climatic change.²¹ A nice example of such work is the Europe-wide analysis of the timing of breeding in pied flycatchers. (At this point it is interesting to note that although the flycatcher work is 'hot' in the current climate of interest, it is built on many decades of purely scientifically motivated studies on flycatcher populations throughout Europe.) Based on a strong collaborative initiative together with the Netherlands Institute for Ecology (NIOO-KNAW) we are able to look back in time to see whether this species has adjusted to local climate change.²³ Bringing together long-term datasets from much of Europe, Christiaan Both and co-workers were able to demonstrate that only in localities where spring temperatures had increased, pied flycatchers had started laying earlier. At places where spring temperatures had decreased, pied flycatchers had started breeding later in the season. In this quasi-experimental way it was made likely that changes in the timing of breeding are actually *caused* by climate change.

In the analyses of the timing of reproduction of pied flycatchers we look back in time. Often, however, we are asked to also make 'predictions'. In the case of the spring distribution and migration of barnacle geese, knowledge on causal mechanisms related to seasonal changes in food quality has become so advanced that geese researchers have now ventured to make such predictions.²⁴ In this particular example the predictions relate to changes in the seasonal phenology of food quality at different stopover sites along the flyway with a five degree increase in air temperatures.

Urgency may be an important driving force behind patterns of funding, but enjoyment and intellectual perspectives are crucial ingredients to get the best possible science! What gives animal ecologists their pleasure and perspective in this day and age? Why is it a good (or at least an interesting) era to be an animal ecologist? In the first place I would like to mention the blossoming of ecological and evolutionary theory.²⁵ This is the process in which the consistence of verbal ideas are tested, and by which new and challenging questions are laid on the plate of the empirically minded.

The process can be illustrated by our recent work on distribution models of shorebirds. For many decades we now realize that, if animals are forced to forage

in close proximity, they will be in each other's way: their intake rate will then go down (Figure 4). At the best foraging patch, 'A' in this example, single animals achieve a high intake rate; as soon as more animals crowd together in A, their intake rate will decrease. When there are five animals in A, the sixth is better off in B. The twelfth animal better goes to the worst patch C. With increasing numbers the intake rate will go down for each of the animals. This so-called ideal free distribution model predicts that animals will achieve the same intake rates in all occupied patches.²⁶ By making shorebirds feed in different densities on small artificial mudflats in the Experimental Shorebird Facility at NIOZ, we try to test elements of such theories and also to evaluate what the consequences of increasing densities would be in field situations.²⁷ At this point we face a consideration of animals which I have failed to mention so far, their search for a balance between uncomplicated loneliness and living in pairs or groups of various sizes, their SOCIAL MANAGEMENT.

Within our group ecological and evolutionary theories are tested at the scale of landscapes by Joost Tinbergen, Jan Komdeur and their co-workers. In this particular example they study the life history decisions of great tits in the Lauwersmeer area. They are interested in the extent to which the social environment affects fitness components (alternative behaviours such as clutch size or brood sex ratio) of individual animals. In this study the availability of multiple woodlots is used to great advantage. In some lots the birds are manipulated to have small clutch sizes. This should reduce competition between offspring. To enhance competition, in other woodlots clutch sizes are increased. In some woodlots the researchers increase the proportion of male fledglings, in others the proportion of female fledglings. In such ways the effects of sex ratio biases on survival and dispersion are experimentally evaluated.²⁸

This is a great time to be an animal ecologist because genetic techniques to study subtle structures of relatedness within and between populations are now within reach.²⁹ We can go back even deeper in time to examine the effective population sizes and deeper layers of relatedness and past distributions. Co-operative ventures with relevant specialists also enable us to use the fast increasing spectrum of biomedical tools to examine body condition and health status of individual animals, and sometimes to even manipulate these variables in naturalistic contexts.³⁰

Most of these methodological revolutions are made possible by the intense international co-operations with animal ecologists and other specialists worldwide. The ease which we can communicate over internet is very helpful in this context, and of course the relatively cheap international air traffic helps as well.

An example of the new power of insightful comparisons on a global scale is the comparative demographic work on migrant shorebirds. This map (Figure 5) shows the global flyway network spun by the migratory routes of red knots; red knots that fan out to all coastal corners of the world from their circumpolar tundra breeding grounds. To achieve an understanding of the evolution and maintenance of the migration systems, with a sense of urgency because of the worldwide threats to the coastal ecosystems on which they depend, long-term demographic studies are now

underway for five of the six subspecies. By marking individuals with unique combinations of colour bands and a flag, combinations that are easy to read in the field, and by making sure that sufficient efforts are made to read these colour combinations in the field, we are now in the position to examine many individual itineraries and to get robust year-by-year estimates of annual survival. Comparisons between subspecies will be very instructive, and so will be comparisons between closely related shorebird species.³¹ In the meantime demographic research projects are on the go also for four of the five subspecies of bar-tailed godwits.

In this context I am very pleased to announce the moral and financial support that we start to receive for this global flyway research³² by Vogelbescherming-Nederland, the Dutch branch of the BirdLife International partnership. Vogelbescherming has reached the conclusion that the protection of birds needs to be based on solid scientific evidence, and has demonstrated this by supporting new work on annual cycles of Montagu's harriers and skylarks. We are building up close working relationships also with Natuurmonumenten, in this particular case in the context of demographic and flyway work on Dutch and Mauritanian spoonbills. With respect to our population ecological studies on black-tailed godwits in the Workumerwaard area, we are supported by the membership of Vogelwacht Workum and by It Fryske Gea. Only a week ago, team members discovered ten or more individually ringed godwits from the Workumerwaard breeding population at Portuguese and Spanish stopover sites. As I speak these birds are winging our way!

The power of intensive colour-marking projects and other kinds of co-operation can further be illustrated by our new studies on the stopover ecology and migrations of ruff. It is fantastic to be able to collaborate in this project with the passionate specialist amateur bird catchers and ringers known as 'wilsternetters'.³³ Wilsternetting is an old craft by which the netters try to attract flocks of golden plovers or of ruffs with strong audiovisual stimuli to a netting site. Upon approach the birds are caught in midair by the huge net that is pulled up in front of them. Thanks to the wilsternetters we were able to individually colour-mark as many as 2400 ruffs during the past two spring seasons. Observers over much of Europe and in West Africa ensured that within a short period of time we already built up quite a comprehensive picture of the flyway of ruffs staging in the west of the province of Fryslân (Figure 6). That this has been achieved within two years of study, also means that we should be able to document changes in flyways in real time; flyway changes that may be a consequence of habitat loss, habitat modification or climate change.

It is a good time to be an animal ecologist because of fast technological developments, especially with respect to the miniaturization and user-friendliness of all kinds of gadgets. Satellite transmitters are now so small that they could be implanted within the belly cavity of the big-size female bar-tailed godwits breeding in Alaska. The implantations were a veterinary masterpiece, and all five animals mounted with these new devices survived the applications and explored the shores of the Bering Sea in preparation of the 11,000 km long flight across the Pacific toward the wintering grounds in New Zealand. Although several of these godwits

certainly managed to make this epic haul, the new generation satellite transmitters died even before these birds took off.³⁴ Thus, although the technology clearly needs improvement, the dream of following individual small birds across much of the globe is certainly within reach. In Groningen we have meanwhile been involved in some successful satellite tracking studies on bigger birds such as brent and barnacle geese.³⁵ Meanwhile we all know about the tragic fate of two female Montagu's harriers that were fitted with satellite tags on their breeding grounds in the east of the province of Groningen. As could be read in last week's newspapers, the harrier called Marion travelled all the way from Groningen to northern Nigeria, where the hand of man killed her.³⁶

Most bird species are much smaller than bar-tailed godwits and Montagu's harriers, and new developments in migration ecology have certainly been hampered by the unavailability of truly small transmitters. We are now engaged in a co-operative venture with Cornell University to develop really small gadgets that combine light and pressure sensors and a capacity for data storage with a capacity for transmitting these data at certain - predetermined - points in time. The only thing we have to do is to apply the transmitters and then be there to listen for them a year later.

We hope to employ these transmitters in new research on the details of the migration of red knots that spend the winter on the intertidal mudflats of Banc d'Arguin, that incredibly important and famous wetland in coastal Mauritania. Here we have found strong local differences in the annual survival of birds that are faithful to roosts and feeding areas west and east of the village of Iwik.³⁷ Birds that have their home west of Iwik, have an annual survival of approximately 76%, whereas birds that only occur east of Iwik have an annual survival of only 56%. We suspect that the 20% difference in annual survival reflects differences in the quality of the respective mudflat feeding areas (but are puzzled by the factors leading to the maintenance of such striking differences). Whatever the reasons for the survival difference, it provides a great contrast in wintering conditions that may enable us to investigate how quality differences between wintering habitats have downstream effects later in the year. Using the smart transmitters we hope to detect the seasons and sites where the differences in annual survival originate; to see whether events during migration, on the French or German spring stopover sites, for example, have anything to do with it.

I must conclude that our enterprise is in full swing. I hope that I have made clear that animal ecologists like us begin to come to grips with all factors that influence habitat choice and animal numbers. We have an increasing spectrum of technical means at our fingertips to study all the factors in an integrative way in species in several major ecosystems. The strength of the Groningen school of animal ecology, the combination of theoretically inspired large-scale fieldwork with the experimental testing of the theories themselves, forms the basis of a worldwide web of inspiring collaborations.

At this point I am close to the end of my lecture. It is time for another citation, a citation with which Koos van Zomeren began his series of public lectures at this university: *"Well aware of his impermanence, man searches for a relationship with that which is permanent, the eternal, that which will certainly survive. This can be a God. This can be children. This can be art. This can also be the landscape... but not if this landscape is more impermanent than us."*

I would suggest that it could also be *science*, but only science of the inspiring, elegant and 'timeless' kind. When I started off as a university professor two and a half years ago, I hoped to find that within the walls of this four hundred year old university the fight for fragile scientific enterprises would be self-evident. I was somewhat dismayed to discover that such an attitude can *not* be taken for granted. Nevertheless, I remain hopeful that at this university, and at our fundamental research institutions as well, we will find ways to try and avoid the treacherous temptation of the 'market'. I believe that succumbing to market forces inescapably leads to the loss much of what is good about our scientific legacy. Only a week ago, Piet Borst in his column for a national Dutch newspaper (NRC Handels-blad)³⁸ stated the following: *"All this thematically funded research pushes scientists to run from one money-tap to another to fill their buckets. This selects for handymen, not for brilliant innovators. The fixation on trendy subjects and sexy research priorities also narrows down the basis [of our work]..."* In the case of contract-research, the customer will eventually be king. This is not necessarily a problem if both parties share the need for new hard knowledge. In ecology, however, this is rarely the case. In such instances the soundness and freedom of science is at stake. As much as we need autonomous courts of justice, just as much civil society needs autonomous science.³⁹ Thus, we need to stand in defence of the Ivory Tower; an ivory tower, of course, with wide open windows through which beautiful and important new knowledge will radiate.

I have been fortunate to scientifically grow up within the warm confines of two great and closely affiliated research groups at the University of Groningen and the Royal Netherlands Institute for Sea Research on Texel. As a professor, I see it as my task to ensure that the upcoming generation of animal ecologists finds itself in a similarly hospitable home, with a similar sense of security. It is in this context that I believe we can make many improvements within our institutions. I hope we can achieve this soon, so that the University of Groningen will once again be a place with a sense of shared direction, an institution where passionate biological scientists and educators can feel at *home*.

